QL
378
C58
1883

UC-NRLF
B 3 371 432

Digitized by Google

LIBRARY

OF THE

UNIVERSITY OF CALIFORNIA.

BIOLOGY
LIBRARY
G

Class

(1.20) from prof. Dr. A. Schneider
friend. dr. Karl

ÜBER DAS VERHÄLTNISS

VON

MONOPHYES ZU DEN DIPHYIDEN

SOWIE ÜBER DEN

PHYLOGENETISCHEN ENTWICKELUNGSGANG

DER

SIPHONOPHOREN.

VON

C. CLAUS.

LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA

WIEN, 1883.

ALFRED HÖLDER,

K. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER,

ROTHENTHURMSTRASSE 15.

BIOLOGY
LIBRARY
G

GENERAL

(Separat-Abdruck aus den Arbeiten des Zoolog. Instituts zu Wien, Tom. V., Heft 1.)

Alle Rechte vorbehalten.

UNIVERSITY OF CALIFORNIA

Ueber das Verhältniss von Monophyes zu den Diphyiden

sowie über den

phylogenetischen Entwicklungsgang der Siphonophoren.

Von

C. Claus.

In einem frühern, die Gattung Monophyes[1]) und ihren Abkömmling Diplophysa behandelnden Aufsatz hatte ich das Verhältniss von Monophyes zu den Diphyiden dahin bestimmt, dass ich diese Gattung demjenigen Larvenstadium von Diphyes parallel stellte, welches erst eine Schwimmglocke gebildet hat und an deren Seite einen Magenschlauch nebst Fangfaden und Knospengruppe trägt. Dieses Stadium war insbesondere durch Metschnikoff für Diphyes quadrivalvis (Epibulia aurantiaca) eingehend beschrieben worden. Dasselbe gleicht so sehr den von mir näher dargestellten Monophyiden, dass ich diese unmittelbar aus jenem ableiten zu können glaubte mit den Worten: „Denken wir uns nun, dass die Seite der Schwimmglockensubstanz, welcher der Polypit mit seinen Knospengruppen anliegt, diesen überwächst und in einen Raum einschliesst, so wird die Anlage der zweiten Schwimmglocke bedeutungslos und demgemäss unterdrückt werden müssen, während die weitere Gliederung die normale bleibt.“ Somit war die Schwimmglocke von Monophyes bereits als Aequivalent der während der Entwickelung von Diphyes zuerst gebildeten Schwimmglocke und das betreffende Entwicklungs-

[1]) C. Claus, Schriften zoologischen Inhalts. II. Wien 1874.

Digitized by Google

stadium [1]) mit Rücksicht auf die grosse Uebereinstimmung mit Monophyes soweit gewürdigt, dass dasselbe auch als Monophyes-stadium der Diphyiden hätte bezeichnet werden können.

Im Vergleich zu Monophyes schien mir bereits seit Jahren die kleine, stets nur mit einer Schwimmglocke behaftete Diphyes Kochii Will von Interesse, eine Form, welche in Triest zu den häufigsten Vorkommnissen des Auftriebes gehört und in den allwöchentlich nach Wien übermittelten Sendungen lebender Seethiere so wohlerhalten eintrifft, dass ich dieselbe meinen Schülern als Repräsentant der Diphyidengruppe zur Untersuchung zu geben pflege. Dass diese kleine Calycophore stets nur eine einzige Schwimmglocke trägt, war natürlich eine der zuerst aufgefallenen und gewürdigten Eigenschaften, indessen schien mir diese Eigenthümlichkeit nicht im Entferntesten die Berechtigung zu geben, die kleine Calycophore für eine Monophyes zu halten, zumal der Typus der Schwimmglocke und der zu Eudoxien sich entwickelnden Individuengruppen durchaus auf eine Diphyes hinwies, welche die eine der beiden Schwimmglocken frühzeitig rückgebildet und verloren hat.

In ähnlicher Weise verhalten sich ja auch zwei grössere von Huxley als Diphyes mitra und Chamissonis beschriebenen Diphyiden mit nur einer Schwimmglocke.

Auf welche der beiden Schwimmglocken aber, auf die vordere oder hintere, die vorhandene Glocke zurückzuführen sei, wagte ich nach den vorliegenden Anhaltspunkten nicht bestimmt zu entscheiden, denn wenn jene auch mit Rücksicht auf den Ursprung der Gefässe und auf die Lage der zur Aufnahme des Stammes und seiner Anhänge dienenden trichterförmigen Höhlung mit der vorderen früher entstehenden Diphyidenglocke die grösste Aehnlichkeit zeigte, so war doch auch an die Möglichkeit einer analogen Anpassung der untern, später knospenden Glocke nach Ausfall jener zu denken.

Wie berechtigt diese meine Auffassung der Muggiaea als Diphyide gewesen ist, haben wir kürzlich durch eine interessante Beobachtung Chun's [2]) erfahren, nach welcher diesem Forscher der

[1]) E. Metschnikoff, Studien über die Entwickelung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschrift für wiss. Zool. Tom. XXIV. Taf. VII. Fig. 14.

[2]) C. Chun, Ueber die cyclische Entwickelung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren. Sitzungsberichte der k. preuss. Akademie der Wissensch. Berlin, December 1882.

Nachweis glückte, dass die zuerst an der Larve auftretende, der Monophyesglocke entsprechende Schwimmglocke in der That abgeworfen wird, und dass somit Diphyes Kochii oder, wie wir dieselbe nach dem berechtigten Vorgange des genannten Autors bezeichnen wollen, Muggiaea Kochii, wenn sie auch nur eine einzige Schwimmglocke trägt, doch keine Monophyide ist, vielmehr zu den Diphyiden in näherer Verwandtschaft steht. Freilich hat Chun unsere „einem Diphyes ausserordentlich ähnliche" Form eben wegen der einzigen Schwimmglocke als „eine sehr aberrant gebaute Monophyide" betrachtet, indessen mit Unrecht, da nach seinem eigenen Nachweise die Schwimmglocke von der primären Glocke der Monophyes verschieden ist und eine erst später entstandene, mit einer Diphyidenglocke identische Bildung ist. Da nun auch andere Schlussfolgerungen, welche Chun aus seinen Beobachtungen abgeleitet hat, theils meinen Erfahrungen auf dem Gebiete der Siphonophoren widersprechen, theils allgemeinen Gesichtspunkten gegenüber unhaltbar erscheinen, so glaube ich zu einer kurz gedrängten Zurückweisung derselben um so mehr berechtigt zu sein, als ich selbst die Gattung Monophyes, beziehungsweise die Familie der Monophyiden zuerst näher beschrieben und den Diphyiden entgegengestellt habe, ferner seit einer Reihe von Jahren über Diphyes (Muggiaea) Kochii und deren Eudoxien eigene Erfahrungen gesammelt habe.

Zunächst begreife ich nicht, dass Chun darüber so frappirt sein konnte, als Brut der Eudoxia Eschscholtzii nicht gleich die Muggiaea, sondern eine dem Monophyesstadium der Diphyes entsprechende Jugendform derselben zu beobachten, welche mit der eben erwähnten von Metschnikoff näher beschriebenen Larve von Diphyes (Epibulia) quadrivalvis zum Verwechseln ähnlich ist. Ich begreife dies um so weniger, als Chun selbst mit diesem Verhältniss genau bekannt war und ausdrücklich hervorhebt, wie selbst Aeusserlichkeiten so genau wiederholt erscheinen, dass man die von Metschnikoff gegebene Abbildung für die Darstellung seiner eigenen Form halten könnte. Was gibt nun unter solchen Umständen unserm Autor Berechtigung, seine Form für ein „echtes Monophyes" zu erklären, zumal er die fast identisch gestaltete Diphyes (Epibulia)-Larve, welche mit demselben Rechte eine echte Monophyes-Art repräsentiren würde, als Larve betrachtet?

In beiden Fällen ist, ausser der primären mützenförmigen Schwimmglocke lediglich ein einziger Magenschlauch und Fang-

faden vorhanden, es fehlt also noch der für die Gattung Monophyes beschriebene Stamm mit seinen zahlreichen, ähnlich wie bei Diphyes gegliederten Individuengruppen. Läge demnach das Bedürfniss vor, für eine solch' einfache primordiale Calycophore einen Gattungsnamen einzuführen, so würde man eine neue Bezeichnung, wie etwa „Protomonophyes", gebrauchen müssen, auch um damit auszudrücken, dass es sich um eine einfachere, in der Stammesentwickelung vorausgehende Form, um einen phyletischen Vorläufer von Monophyes, handle. In Wahrheit aber ist die Chun'sche Monophyes, die nun gar auch noch als besondere Art eingeführt und als M. primordialis bezeichnet wird, so gut wie die Metschnikoff'sche Diphyesform ein Larvenstadium, und wie man nach unseren bisherigen Kenntnissen von der Entwickelung der Siphonophoren zu erwarten hat, entwickelt sich thatsächlich auch die Brut der Eudoxia Eschscholtzii durch diese Larve zur zugehörigen Diphyide der Muggiaea Kochii, deren Individuengruppen sich später als Eudoxien loslösen.

Der Irrthum aber, die Larve für eine Monophyesform zu halten und noch dazu als besondere Art dieser Gattung in Anspruch zu nehmen, führte folgerichtig zu zwei neuen Fehlschlüssen, nämlich erstens das Monophyes-ähnliche Stadium für eine besondere Generation auszugeben, und zweitens die Muggiaea-Form nicht mehr als Repräsentant der Art, sondern als eine zu Monophyes primordialis gehörige, von dieser aufgeammte zweite Generation zu erklären. Die Abstossung der mützenförmigen Schwimmglocke nach Entstehung neuer Knospengruppen und insbesondere einer zweiten abweichend gestalteten, für das spätere Stadium charakteristischen Schwimmglocke konnte zu der Deutung Anlass geben, als sei die Muggiaea unter Mitnahme des gesammten Stammes und der Eudoxien-Anlage von Monophyes primordialis als eine von dem Mutterthiere losgelöste neue Generation aufgeammt! Als wenn der Verlust eines alten und die Neubildung eines zweiten ähnlichen Körpertheils bei einem in der Entwickelung begriffenen Organismus eine so absonderliche und nicht vielmehr eine häufige und gerade auf dem Gebiete der Siphonophoren recht verbreitete Erscheinung wäre! Was in wiederholten Fällen für die Nesselknöpfe und Deckstücke, von denen verschiedene Formen einander ablösen können, beobachtet wurde, trifft hier für zwei in der Entwickelung aufeinander folgende, verschieden gestaltete Schwimmglocken zu.

Wer aber die Monophyes-ähnliche Muggiaealarve für den Repräsentanten einer besonderen Generation und Species erklären kann, müsste solches in gleicher Weise auch für die fast identische Larvenform von Diphyes (Epibulia), sowie für das Athorybiastadium der Agalmopsis thun. Auch Diphyes (Epibulia) quadrivalvis würde keine selbstständige Art, sondern nur eine zweite Generation von Monophyes „antiqua" sein und Agalmopsis Sarsii einer solchen von Athorybia „primigenia", wie wir dann die bezügliche mit provisorischen Deckstücken versehene, der Schwimmglocken noch entbehrende Larvenform bezeichnen könnten, entsprechen.

So ist denn aus Chun's Erörterungen weder hervorgegangen, „dass die Monophyiden zu den Calycophoren die nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen haben" — da dies Verhältniss bereits längst zur Genüge dargethan war — noch auch als feststehendes Factum bewiesen worden, „dass in den cyklischen Entwickelungsgang der Monophyiden drei Generationen eingreifen", oder dass gar für die gesammten Calycophoriden eine besondere dritte Generation existire.

Dagegen sind wir durch die Beobachtungen dieses Forschers über die Entwickelung der Muggiaea mit der Thatsache bekannt gemacht worden, dass die zuerst gebildete Schwimmglocke der Diphyidenlarve und die jener gleichwerthige Schwimmglocke der Monophyiden keineswegs der oberen Schwimmglocke der Diphyiden zu entsprechen braucht, derselben sogar wahrscheinlich in keinem Falle homolog sein dürfte.

Wahrscheinlich entspricht ganz allgemein die obere meist thurmförmige Schwimmglocke der Diphyiden einer zweiten, und die untere ebenfalls thurmförmige Schwimmglocke einer dritten Glockenanlage, während die primäre Glocke des Monophyesstadiums frühzeitig abgestossen wird. Allerdings ist dieser Nachweis von der Hinfälligkeit der primär entstandenen Glocke bislang nur für die Muggiaea geführt worden, eine Diphyidengattung, welche stets nur eine einzige hohe Schwimmglocke besitzt und vielleicht auch die von Huxley als Diphyes mitra und D. Chamissonis beschriebenen Formen umfasst. Indessen ist die Uebereinstimmung der Muggiaeaglocke mit der obern der beiden Diphyidenglocken eine so grosse, dass die Wahrscheinlichkeit der Homologie derselben mit der oberen Diphyesglocke fast zur Gewissheit gesteigert wird, zumal da in dem von Metschnikoff beschriebenen älteren Entwickelungsstadium

Digitized by Google

von Epibulia (Fig. 15) eine kleine neugebildete Glockenanlage dargestellt wird, welche der jugendlichen Muggiaeaglocke sehr ähnlich ist, während die primäre des Monophyesstadiums, wahrscheinlich weil sie sich abgelöst hatte, nicht abgebildet wurde.

Immerhin bleibt es späteren Untersuchungen vorbehalten, für Diphyes und die übrigen Diphyidengattungen den fehlenden Nachweis zu führen, da zur Zeit die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist. dass in der einen oder andern Form, wie z. B. bei Abyla die obere Schwimmglocke der Monophyesglocke, die untere der zweitgebildeten entsprechen könnte. Auch Chun scheint der erstern Ansicht zu sein, wenn er nicht nur für die Huxley'schen Diphyes mitra und Diphyes Chamissonis eine solche Monophyes-Generation annimmt, sondern es auch für die gesammten Calycophoren wahrscheinlich hält, dass der Nachweis einer „dritten Generation" zu erbringen sei. Freilich würde er dann in weiterer Consequenz seiner Auffassung nicht eine jener beiden Diphyiden oder Muggiaea formen, sondern auch die Arten sämmtlicher Calycophorengattungen gleich der Muggiaea Kochii als selbstständige Arten einziehen und als aufgeammte Generationen von Monophyes-Arten betrachten müssen, eine Consequenz, deren Ungereimtheit am besten den Irrthum des Ausgangspunktes klar legt.

Eine wohl berechtigte Frage würde jedoch die sein, ob die von Huxley und mir beschriebenen Monophyes-Arten überhaupt selbstständige Arten repräsentiren und nicht vorübergehende Entwicklungsstadien höher gegliederter Calycophoren sind. Der Umstand, dass im Gegensatze zu den bisher bekannt gewordenen Diphyes- und Muggiaealarven ein gegliederter mit Individuengruppen besetzter Stamm vorhanden ist, kann an sich nicht entscheidend sein, zumal die Individuengruppen selbst am Stock keine hohe Differenzirung und vollständige Ausbildung zu den Eudoxien-ähnlichen Diplophysen erlangen, und es bislang kaum mehr als die allerdings sehr bedeutungsvolle Identität der Nesselknöpfe war, durch welche ich mich zu dem Schlusse berechtigt glaubte, die Diplophysa inermis als die zu Monophyes gracilis gehörige Eudoxie zu betrachten. Es würde auch gar nicht auffallend sein, wenn sich bei manchen Calycophoren noch vor Ausbildung der zweiten, beziehungsweise dritten Schwimmglockenanlage mehrere oder zahlreiche Knospengruppen an dem sich verlängernden Stamm zu Individuengruppen entwickelten, und die primäre

Glocke eine viel längere Dauer als gemeinsamer Bewegungs- und Schutzapparat bewahrte.

In der That ist es nicht unmöglich, dass die kleinere als M. irregularis unterschiedene Monophyes mit kurzem und weitem seitlichen Trichterraum (Claus l. c. Fig. 16, 17) und weit gedrängter folgenden, noch wenig zahlreichen Individuengruppen keine selbstständige Art, sondern nur eine vorübergehende Larvenform einer grösseren und höher stehenden Calycophore repräsentirt. Hätte nun aber ein solches Verhältniss für die Monophyiden überhaupt Geltung, so würden dieselben natürlich als Familie hinwegfallen und Monophyes, ähnlich wie in so zahlreichen Fällen von als Gattungen unterschiedenen Larvenformen, lediglich zur Bezeichnung eines vorübergehenden Entwickelungsstadiums gebraucht werden müssen. Indessen halte ich wenigstens M. gracilis und die von Huxley beschriebene Sphaeronectes Köllikeri als selbstständige Form gesichert, nicht nur wegen der höchst wahrscheinlich gemachten Beziehung zu Diplophysa, sondern mit Beziehung auf die schon früher von mir betonte ausserordentliche Verlängerung der trichterförmigen Nebenhöhle, welche zur Aufnahme des langen Stammes mit seinen zahlreichen Individuengruppen dient und zugleich die Ausbildung einer andern Schwimmglocke ausschliesst (vgl. Claus l. c. Fig. 8). Ich glaube daher wohl berechtigt zu sein, die Monophyiden in der bisherigen Fassung als die tiefst stehende, die kleinsten und einfachsten Calyphoren umfassende Familie neben den Diphyiden und Hippopodiiden aufrecht zu erhalten.

C. Chun hält seine Monophyes primordialis mit ihren „heteromorphen Generationen" für die einfachste Siphonophore und geht so weit, zu behaupten: „Monophyes primordialis ist die Stammform der Siphonophoren." Er begründet seine Behauptung durch den einfachen Bau derselben und durch den einfachen Verlauf der Entwickelung, da wenige Tage genügen, „um das befruchtete Ei direct in das ausgebildete Thier überzuführen, sowie durch den gleichen Entwickelungsverlauf der übrigen Calycophoren, welche sämmtlich ein Stadium durchlaufen, das bis in's Detail den Bau von Monophyes repräsentirt. Als wenn aus diesem zur Zeit nur für ein paar Fälle bekannt gewordenen Verhältnisse — selbst die Richtigkeit desselben für sämmtliche Calycophoren zugegeben — mehr gefolgert werden könnte, als dass von einer der Monophyes-ähnlichen Diphyidenlarve entsprechenden Urform, sagen wir also von einer „Proto-

Digitized by Google

monophyes" die Calycophorengruppe phylogenetisch abzuleiten sei. Weshalb gerade die als „Monophyes primordialis" bezeichnete Muggiaealarve als Stammform nicht nur der Calycophoren, sondern aller Siphonophoren betrachtet wird, ist schlechterdings nicht einzusehen, umsoweniger als es gänzlich ungereimt sein dürfte, eine jetzt lebende Form direct als Ausgangspunkt der Stammesentwickelung „als Stammform" in Anspruch zu nehmen.

Und ganz dasselbe würde einzuwerfen sein, falls der Autor unter Monophyes primordialis nicht nur das Monophyes-ähnliche Stadium, sondern den Entwickelungscyclus seiner drei zu Muggiaea gehörigen Generationen verstanden haben sollte, um aus derselben seine Vorstellung von der Form und von dem Entwickelungsgang der Ursiphonophore abzuleiten.

Sicher ist dieser letztere nach dem vorliegenden Material an Thatsachen und Gesichtspunkten zu urtheilen, einfacher gewesen, wie auch schon unter den bekannt gewordenen Calycophoren die Entwickelungsweise von Monophyes gracilis, bei der es noch nicht zur Bildung einer zweiten Schwimmglocke kam, dem ursprünglichen Verhalten näher stehen dürfte. Wer aber vermag zu behaupten, dass das ursprüngliche Verhältniss nicht ein wesentlich abweichendes gewesen ist! Man könnte sich die Vorstellung machen, dass die Stammform der Calycophoren eine Protomonophyes-ähnliche Form gewesen sei, welche anstatt mit dem weiterern Wachsthum einen Stamm und Individuengruppen an demselben zu erzeugen, sogleich zur Seite der Schwimmglocke neben Magenschlauch und Fangfaden eine tentakellose und mundlose, aber Geschlechtsstoffe bildende Meduse zur Entwickelung brachte. Eine solche Form würde alle nothwendigen Elemente einer Siphonophore enthalten und uns die denkbar einfachste Grundform eines Siphonophorenstöckchens vorführen, von dem man leicht nicht nur die Calycophoren, sondern in fortschreitender divergenter Entwickelung die übrigen Siphonophorengruppen ableiten könnte. Indessen würde eine solche Protomonophyes als Stammform der Siphonophoren bedeutende Angriffspunkte bieten, wie die nachfolgenden Betrachtungen zeigen werden.

Bekanntlich sind die Ansichten über die Deutung und Ableitung der Siphonophoren insofern getheilt, als die einen Forscher nach dem Vorgange R. Leuckart's die Siphonophoren als freischwimmende polymorphe Hydroidstöcke mit polypoiden und medusoiden Individuen auffassen, die anderen im Anschluss an Huxley und bestärkt durch das Bild einer proliferirenden Sarsia oder

eines Hybocoodon den complicirten Organismus der Siphonophore auf die Theile einer Meduse zurückführen und somit die Anhänge des Siphonophorenleibes als vielfach wiederholte nur abgeänderte Organe des Medusenleibes deuten, die Schwimmglocke als Schirm, den Polypen als Magenrohr, den Senkfaden als Tentakel betrachten. Ich habe schon früher[1]) zu zeigen versucht, dass der Unterschied beider Auffassungen, zumal bei dem relativen Werth des Begriffs „Individuum", und bei der Beziehung der Meduse zum Hydroidstock als dessen aufgeammten Geschlechtsthieres, keineswegs so bedeutend ist, als er beim ersten Blick zu sein scheint, dass auch die zweite Auffassung die Lehre vom Polymorphismus nicht im Entferntesten alterirt. Die Thatsache, dass auch bei festsitzenden Hydroidstöckchen der Tubulariden gruppe, insbesondere bei den Hydractiniden, ein ausgesprochener Polymorphismus auftritt, unterstützt die Auffassung Leuckart's, bei deren Annahme freilich der phylogenetische Process, durch welchen ein festsitzender Polypenstock zu einem frei beweglichen geworden ist, nicht so einfach abzuleiten sein dürfte, während der Umgestaltungsvorgang einer knospenden Meduse, wie der Sarsia prolifera, zu einer polymorphen Siphonophore erklärlicher erscheint. Indessen bereitet im letzteren Falle wiederum die vorausgesetzte Dislocation bestimmter Medusentheile bedeutende Schwierigkeiten. Auf welchem Wege können Magenrohr und Fangfaden aus dem Centrum und vom Schirmrande an die Aussenseite des Medusenschirmes gelangt sein und welchen Vortheil hätte eine solche Abänderung der Erhaltung des Organismus bringen können? Müsste nicht eine durch Dislocation von Magenrohr und Tentakel zu einem Protomonophyes umgestaltete Meduse als eine Monstrosität erscheinen, die im freien Naturleben alsbald wieder hätte unterdrückt werden müssen und gewiss nicht durch natürliche Züchtung hätte verstärkt und befestigt werden können? Zudem macht es eine andere Betrachtung unwahrscheinlich, dass die Geschlechtsform der Hydroidpolypen in ihrer vollendeten Gestaltung den Ausgangspunkt für die Entstehung der Siphonophoren gab, da dieselbe ja in ihrer onto-

[1]) C. Clans, Ueber Halistemma tergestinum, Arbeiten des zoolog. Instituts in Wien. I. 1878. Ich bedauere, dass diese Arbeit Chun unbekannt geblieben ist oder doch nur eine sehr unvollständige Beachtung fand, da es im anderen Falle Chun nicht hätte entgehen können, dass ich bereits Müllers Mikropylapparat nebst Zoospermien am Eudoxien-Ei in ganz ähnlicher Weise wie er auf das ausgetretene Richtungskörperchen zurückführte.

Digitized by Google

genetischen Entwickelung durch Hydroidstöckchen vorbereitet wird, welche demnach auch bei einer durch Dislocation bestimmter Körpertheile veränderten und zur Stammform der Siphonophoren gewordenen Meduse in deren Entwickelung hätten wiederkehren müssen. Die directe Entwickelung (ohne Generationswechsel) einzelner Hydroid-Medusen aber ist unbestritten eine später entstandene secundäre Zusammenziehung der Entwickelungsvorgänge, die wir deshalb gewiss nicht zum Ausgang der Ableitung zu nehmen berechtigt sind.

Man wird somit zu einem Entwickelungsstadium der Hydroiden als dem wahrscheinlichen Ausgang der Siphonophore hingeleitet, an welchem noch vor der Befestigung des aboralen Poles weder Stamm noch Knospen erzeugt waren, etwa zu einer Hydractiniden-ähnlichen Form, die im Verlaufe der Entwicklung keinen Fixirungsplatz fand und pelagisch flottirend sich weiter auszubilden vermochte. Stellen wir uns eine der Hydractinia- oder Podocoryne-Larve ähnliche Form vor, welche an der Fixirung behindert, sich im flottirenden Zustand weiter zu ernähren und fortzubilden im Stande wäre. Wahrscheinlich dürfte durch das sich anhäufende Zellenmaterial am aboralen Pole des wachsenden polypoiden Thierleibes eine Knospungszone erzeugt werden, an welcher, ohne dass Stamm oder Stolonen gebildet würden, Polypen und Medusenknospen hervorsprossen könnten. Bliebe der orale Tentakelkranz verkümmert, so dürfte frühzeitig die eine oder andere Polypen-Knospe bei bedeutender Streckung, aber ohne von einer Mundöffnung durchbrochen zu werden, zu einem tentakelähnlichen Anhang verlängert, die Function als Fangfaden übernommen haben, während eine Medusen-Knospe zu dem Geschlechtsthier geworden wäre, welches frühzeitig die Arbeit der Fortbewegung für den kleinen Thierstock besorgte und unter Reduction der Randgebilde sich früher oder später als Geschlechtsthier loslöste, um dann durch eine zweite inzwischen durch Knospung entstandene Meduse ersetzt zu werden. Man wird gewiss zu der Vorstellung berechtigt sein, dass die geschlechtsreife Meduse anfangs noch die Marginalgebilde wie Randfäden und Augenflecken besessen hat, dieselben jedoch im Verlaufe der spätern Anpassungsvorgänge gänzlich einbüsste, ähnlich wie ja auch die am Körper der Phyllirhoe haftende Mnestra die Randorgane des Medusenleibes verloren hat. Man wird sich ferner vorstellen dürfen, dass die übrigen Knospen, welche an der die Stammanlage repräsentirenden Knospungszone des Primärpolypen zur Entwickelung gelangten, die früheren wiederholten, dass die einen zu neuen, die Function des

Primärpolypen ergänzenden Magenschläuchen und Senkfäden, die anderen zu Medusen sich gestalteten, ferner, dass im Verlaufe der weiteren Veränderungen, welche die polymorphen Stöckchen erfuhren, die zuerst hervorsprossenden Medusengemmen überhaupt keine geschlechtliche Reife erlangten, sondern lediglich die Functionen der Fortbewegung und des Schutzes des Siphonophorenstöckchens besorgten, während erst die später auftretenden Medusengemmen die Anlage der Geschlechtsproducte zur Reife brachten, dafür aber die Beziehung zur Bewegung des Stockes aufgaben.

Nunmehr gestalteten sich auch die steril gebliebenen Medusen nach den Functionen der Locomotion und des Schutzes in verschiedener, allmälig nach zwei Richtungen divergirender Weise. Der erstern Arbeit entsprach am besten eine mit tiefem Schwimmsack versehene Glocke, während die Function des Schutzes am vollkommensten durch gewölbte knorpelharte Deckstücke besorgt wurde, zu welchen sich unter Rückbildung der Subumbrella und deren Gefässapparat eine zweite Gruppe von sterilen Medusengemmen umgestaltete.

Somit dürften die ältesten Siphonophoren bereits mehrfache Veränderungen durchlaufen haben, bevor sie die Gestaltung der jetzt lebenden Calycophoren ausbildeten, und durch Entwickelung eines Pneumatophors den zweiten Hauptast zur Sonderung brachten, welcher zu den mit einem Luftsacke versehenen Physophoriden, Physaliden und Discoideen führte.

Es ist gewiss sehr wahrscheinlich, dass diese Divergenz auf einem viel vorgeschrittenern Formzustand begann, als auf dem einfachen, aus einem einzigen Polypen nebst Fangfaden und Medusenleib zusammengesetzten Entwickelungsstadium, wenn dasselbe auch ontogenetisch in mehr oder minder veränderter Form überall wiederkehrt.

Bei den Formen, welche zum Hauptzweig der Calycophoren hinführten, besorgten die zuerst gebildeten Glocken, beziehungsweise deren Ersatzglocken, neben der Bewegung zugleich den Schutz für den Stamm und die Individuengruppen, welche an denselben durch kleine Intervalle getrennt, als regelmässige Gruppen zur Wiederholung gelangten. Aber an diesen Individuengruppen trat eine Arbeitstheilung für die Functionen der Medusengemmen ein, indem die ältere Knospe zum schirmenden Dache der Gruppe sich umgestaltete, während die später am Stamme sprossenden als Genital-

Digitized by Google

schwimmglocken die ursprüngliche Gestaltung des medusoiden Geschlechtsthieres bewahrten und als Genitalschwimmglocken den Individuengruppen des Stammes zugetheilt, mit diesen die Anlagen von Eudoxien metamerisch wiederholten. Nicht aus dem Grunde finden wir daher bei den Monophyiden und Diphyiden die Beweglichkeit der männlichen und weiblichen Geschlechtsthiere am vollkommensten erhalten, weil, wie Chun meint, bei der wenig ausgiebigen Locomotion vermittelst einer oder zweier Schwimmglocken das Beweglichmachen der Geschlechtsthiere als wirksames Instrument für die Verbreitung der Art nothwendig gewesen sei — auch die Diphyiden zeigen trotz der Zweizahl ihrer Schwimmglocken eine pfeilschnelle Bewegung und stehen in derselben den Polyphyiden nicht im Entferntesten nach — sondern deshalb, weil sie den ursprünglichen Zuständen der Siphonophoren und deren Medusen als Geschlechtsthieren am nächsten verwandt sind und sich von denselben am wenigsten entfernt haben. Man ist deshalb aber noch keineswegs gezwungen, die für die Diphyiden charakteristische Entwickelungsweise, nach welcher am Larvenleib zuerst die Schwimmglocke, später der Polyp und Fangfaden gebildet wird, für die ursprüngliche oder dieser zunächst stehende zu erklären. Wollte man einen solchen Schluss ziehen oder von der Annahme ausgehen, dass dieser Entwickelungsgang sich dem primären am nächsten anschliesse, so würde die von uns versuchte Auffassung überhaupt unmöglich werden, und eine abnorm gestaltete Meduse mit dislocirtem Magenschlauch und Fangfaden als Stammform der Siphonophoren zu betrachten sein. Vielmehr erscheint für die Ontogenie der Diphyiden die Annahme einer secundär eingetretenen Verschiebung in der zeitlichen Folge der Entwickelungsvorgänge um so weniger bedenklich, als wir innerhalb der Physophoridengruppe bei den nächst verwandten Gattungen eine so überraschende Verschiedenheit der sich entwickelnden Theile der Larve, beziehungsweise der Individuen des Larvenstöckchens, beobachten. Während sich in den meisten Fällen (Crystallodes, Physophora, Agalmopsis, Athorybia) am Embryonalkörper zuerst ein kappenförmiges Deckstück und später erst der Primärpolyp nebst Fangfaden bildet, fällt bei Halistemma die Knospung des Deckstückes ganz aus, und zwar differenzirt sich am Larvenleib von H. rubrum zuerst eine (wie es scheint hinfällige) Schwimmglocke, wogegen bei der kleinern von Metschnikoff als Stephanomia pictum aufgeführten Halistemmaart der Primärpolyp nebst Fangfaden zuerst entsteht und noch vor dem Auftreten einer Schwimmglocke

functionsfähig wird. In allen Fällen aber zeigt die Ontogenie der Physophoriden in dem frühzeitigen Auftreten des Luftsackes ein complicirtes von der primären Entwickelung abweichendes Verhalten.

Ohne Frage ist das Auftreten dieses hydrostatischen Apparates für den zweiten Hauptzweig des Siphonophorenstammes welcher die Physophoriden, Physaliden und Discoideen umfasst und den Calycophoren gegenüber als der der Pneumatophoren[1]) unterschieden werden könnte, von bestimmender Bedeutung gewesen. Indessen ist es höchst wahrscheinlich, dass derselbe phylogenetisch weit später entstanden ist, als man nach seiner frühzeitigen Anlage in der ontogenetischen Entwickelung erwarten sollte, und dass es sich hier um eine Zurückverlegung der Anlage dieses Organes in ein früheres Stadium handelt. Man dürfte wohl zu der Voraussetzung Anlass haben, dass es bereits Zustände mit mehreren Schwimmglocken, verlängertem Stamm und zahlreichen Individuengruppen waren, von denen die Abzweigung der Pneumatophoren ausging, wie denn in der That zwischen Hippopodius als einer mit zahlreichen Glocken behafteten Calycophore und der Physophoriden-Gattung Apolemia manche Verwandtschaftsverhältnisse bestehen. Die Frage, ob es sich beim ersten Auftreten des Pneumatophors um eine vollständige Neubildung oder um die Umgestaltung einer in den Stamm zurücktretenden Knospenanlage handelt, ist nicht direct zu entscheiden. Jedenfalls hat die letztere Ansicht das für sich, dass man bereits von einem vorhandenen Organe ausgehen kann, welches eine mit Functionswechsel verbundene Umgestaltung erfahren konnte. Da der Pneumatophor sich mittelst ectodermaler Wucherung entwickelt, welche das Entoderm vor sich herstülpend in das Innere der Stammeshöhle vorwächst, ferner in jener, ähnlich dem Knospenkern der Schwimmglocke, ein centraler zuerst mit wenig Flüssigkeit, dann sich mit Luft füllender Raum auftritt, so liegt es am nächsten, mit Metschnikoff von einer Schwimmglockenknospe auszugehen, die, wie ich früher[2]) bereits zu zeigen versuchte, in das Innere des Stammes jedoch nicht im Sinne Metschnikoff's umgestülpt,

[1]) Der Vorschlag Chun's neben den Physophoriden mit geschlossenem Luftsack, die Gattungen mit grösserem offenem Luftsack wie Rhizophysa und Physalia als Pneumatophoriden zu bezeichnen, scheint mir schon deshalb nicht durchführbar, weil auch die Physophoriden der Bedeutung des Wortes nach Pneumatophoriden sind.

[2]) Vergl. C. Claus, Ueber Halistemma etc. l. c.

sondern einfach zurückgetreten ist. Nun erlangte bei einer Reihe von Pneumatophoren im Zusammenhang mit der Ausmündung [1]) des Luftraumes nach aussen, dieser Luftsack eine so überwiegende Bedeutung als hydrostatischer Apparat, dass die Schwimmglocken am obern Stammesende unterdrückt und beseitigt wurden. Diese Abzweigung führte durch Formzustände, wie Rhizophysa mit offenem Pneumatophor, aber noch mit langgestrecktem Stamm ohne Schwimmsäule und Deckstücke im Extrem zu den blasenförmigen Physaliden, während sich nach einer anderen Richtung die Stammformen der gewiss am weitesten aberranten scheibenförmigen Velelliden abzweigten.

[1]) Vergl. ferner C. Gegenbaur, Beiträge zur nähern Kenntniss der Siphonophoren 1854. C. Claus, Neue Beobachtung über die Structur und Entwickelung der Siphonophoren. Zeitschr. für wiss. Zool. Tom. XII. 1862.

LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA

Gottlieb Gistel & Comp., Wien, Stadt, Augustinerstrasse 12.

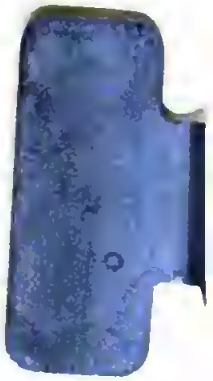
14 DAY USE
RETURN TO DESK FROM WHICH BORROWED
BIOLOGY LIBRARY
This book is due on the last date stamped below, or on the date to which renewed.
Renewed books are subject to immediate recall.

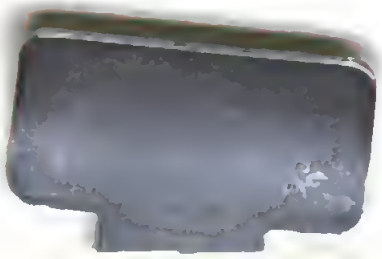
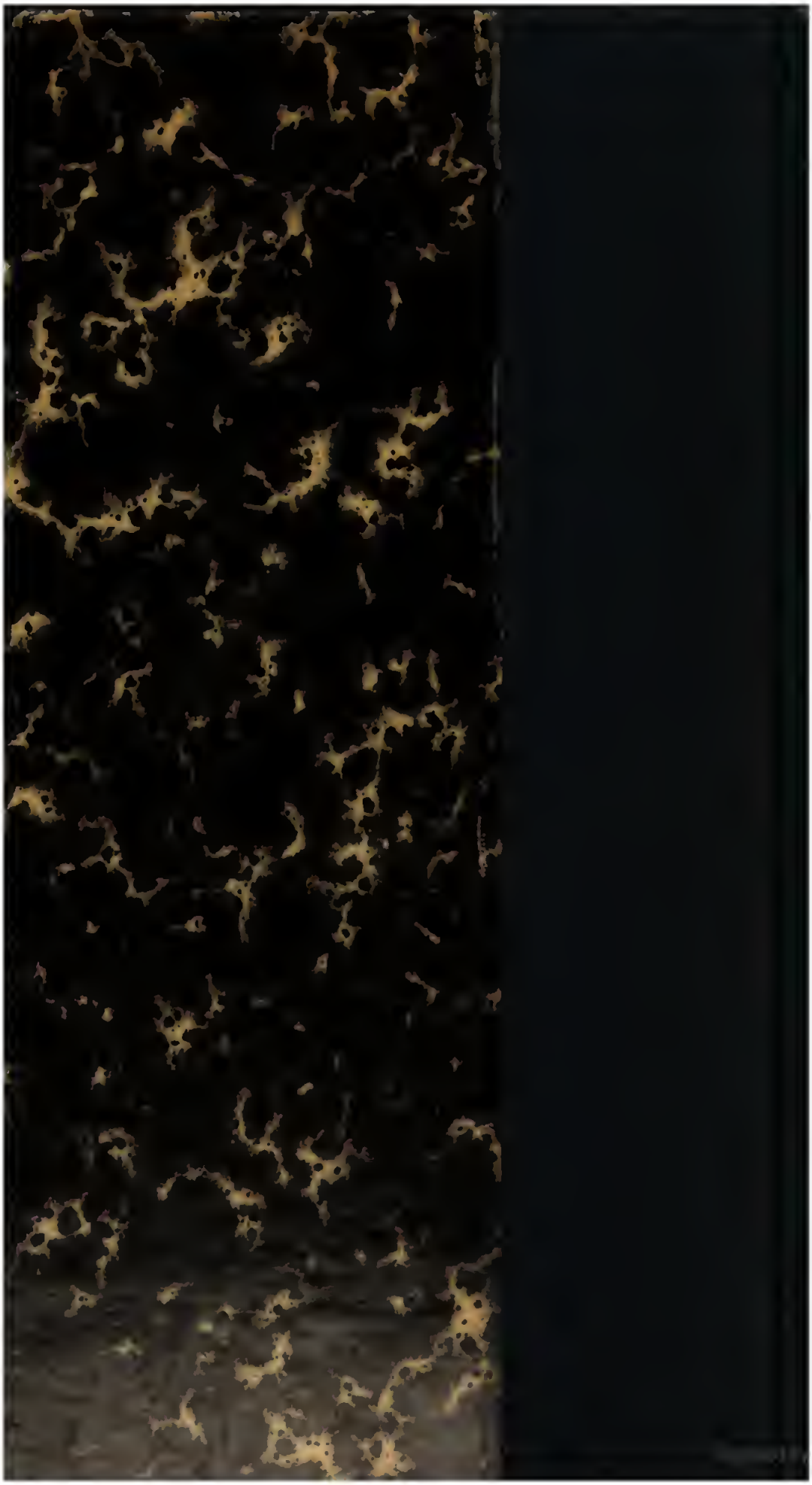
JAN 3 1961

LD 21–50m-6,'59
(A2845s10)476

General Library
University of California
Berkeley

QL 378
C58
BIOLOGY
LIBRARY





Digitized by Google